

*Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen.*

Von dem w. M. Prof. em. Dr. P. Unger.

(Mit 2 Tafeln.)

**XIII. Über die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefäße durch Zellgewebe.**

Schon lange ist es bekannt, daß sich in manchen Pflanzen die alternden Spiralgefäße mit Gewebsmassen füllen und sie dadurch unwegsam machen. Eine nähere Aufklärung dieser eigenthümlichen Thatsache wurde auf meine Anregung schon im Jahre 1845 von einem „Ungenannten“ versucht <sup>1)</sup>. Ohne daß dabei angegehen wurde, daß schon J. Schleiden hierüber in seinen Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik I. 1842, eine Ansicht aussprach, die der Ungenannte zu der seinigen machte, wurde der dort mehr zweifelhaft als sicher gemachte Ausspruch in dieser Abhandlung durch ausführliche Beweise bekräftiget.

Die Ausfüllung der Spiralgefäße soll demzufolge nicht von dem in ihren Raum ausgeschiedenen plastischen Stoffe, sondern von den anstoßenden Parenchymzellen ausgehen, und zwar auf solche Weise, daß diese die Gefäßhaut vor sich drängend gleichsam in die Höhlung des Gefäßes hineinwachsen, sich dort vergrößern und zu individuellen Zellen abschnüren, oder wie Schleiden meinte, erst in ihrem Sacke neue Zellen bilden <sup>2)</sup>. Auf diese Weise würde allmählig das ganze

<sup>1)</sup> Botan. Zeitung 1845, p. 225.

<sup>2)</sup> Grundzüge d. wiss. Bot. I. p. 219. „Daß das ausgebildete Gefäß regelmäßig nur Luft führt, ist so klar, daß man sich wundern muß, wie je Streit darüber entstehen konnte, da schon das unbewaffnete Auge darüber aufklären konnte, aber zuweilen dringt im Alter abnormer Weise Flüssigkeit, und zwar bildungsfähige in dieselbe ein, und es entstehen in der Höhle des Gefäßes Zellen. Sie sind lange bekannt in den alten porösen Gefäßen der Eiche und der Ulme, ich fand sie häufig in den Spiralgefäßen aller Scitamineenstämme z. B. bei *Canna* und *Hedychium*. Hier entstehen die Zellen, wie mir scheint nicht eigentlich in der Gefäßzelle, sondern von der benachbarten Zelle dehnt sich ein Theil der Wand blasenförmig aus und drängt sich zwischen die Spiralwindungen in die Gefäßzelle hinein. In der Blase, die sich abschnürt (?) entstehen dann neue Zellen.“

Lumen des Gefäßes auf größere oder kleinere Strecken von neu gebildeten Zellen erfüllt.

Auch ich habe mich auf selbstständige Beobachtungen fußend, dieser Ansicht angeschlossen <sup>1)</sup>, obgleich mir diese in der Folge zweifelhaft erschien.

Seither lag indeß dieser Gegenstand so gut wie unangefochten da, bis vor Kurzem Herr J. Böhm durch anderweitige Versuche auf die Beobachtung geführt wurde, daß abgeschnittene Zweige von Holzgewächsen in kurzer Zeit durch Ausfüllung ihrer Spiralgefäße mit Zellgewebsmasse der Art unwegsam werden, daß selbst ein bedeutender Druck die Luft durch solche verstopfte Gefäße nicht mehr durchzupressen im Stande ist.

Herr Böhm hat sich bewogen gefunden, der Entstehung dieser Füllzellen nachzuspüren und ist zu einem ganz anderen Resultate gelangt als seine Vorgänger. Er fand nämlich <sup>2)</sup>, daß die Zellen, welche die Gefäße umgeben, mit Unrecht als die Bildungsstätten der Füllzellen angesehen werden, indem diese auch an Stellen entstehen, wo solche Nachbarzellen fehlen, daß dieselben vielmehr von den Gefäßen selbst ihren Ursprung nehmen, und daß aller Wahrscheinlichkeit nach es die innere Haut derselben sei, welche durch Spaltung und Lostrennung von der äußeren Haut sich gegen das Lumen des Gefäßes in Blasenform erhebt und dort jene sogenannten Füllzellen — Thyllen — bildet.

Diese Erklärung der Entstehung der Füllzellen ist indeß auf so schwachen Füßen gestellt, und steht so fremdartig und eigenthümlich in der Anatomie der Gewächse da, daß man kaum versucht wird, ihr einen größeren Beifall zu schenken, als der von ihr verdrängten Ansicht. Die Wichtigkeit und Folgeschwere dieses Gegenstandes hat mich noch einmal bewogen, eine Reihe von eigenen Untersuchungen hierüber anzustellen, um möglichst der Sache auf den wahren Grund zu kommen. Ob ich mein Ziel besser erreicht habe als die früheren Beobachter, wird die Folge lehren, jedenfalls glaube ich mit den beobachteten Thatsachen und den Folgerungen daraus nicht inne halten zu dürfen, weil sie, so mangelhaft sie auch

<sup>1)</sup> Grundz. d. Anat. u. Phys. der Pflanzen 1846, p. 42 und Anatomie u. Physiol. d. Pflanzen 1850, p. 137.

<sup>2)</sup> Über Function u. Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 53.

sein mögen, jedenfalls einen Anstoß zu neuen Untersuchungen geben können.

Ich habe es vorgezogen, meine Beobachtungen über die Füllzellen der Gefäße weniger an Holzpflanzen als an krautartigen Gewächsen anzustellen und habe wie Schleiden vorzüglich *Canna* als Hauptgegenstand der Untersuchung gewählt. Diese Pflanze eignet sich vorzüglich deshalb für dieselbe, weil sie erstens große weite Gefäße besitzt, und dieselben einen viel einfacheren Bau haben als die getüpfelten Röhren der Holzpflanzen. Dazu kommt noch, daß die spiralförmige Verdickungsschicht sehr häufig weit von einander abstehende Bänder bildet, so daß man die zarte primäre Gefäßhaut in Berührung mit der eben so zarten Zellhaut der anstoßenden Zellen leicht und auf scharfen Schnitten sehr präcise selbst bei mäßiger Vergrößerung vor sich hat. Die Entscheidung von Prolabiren der letztern, oder von Spaltung der Gefäßhaut, was hier nur von der zarten primären Haut erfolgen müßte, ist unter solchen Verhältnissen viel leichter, als wo man es mit complicirten Verhältnissen zu thun hat. —

Die Spiralgefäße nehmen im Gefäßbündel der *Canna* keinen unbedeutenden Theil ein, obgleich ihre Zahl oft nur auf ein einziges weites Gefäß beschränkt ist. Sowohl dieses als wo ihrer mehrere vorhanden sind, auch die anderen werden alsbald von Zellausfüllungen vollgestopft, sowie der Stengel altert oder verletzt ist. An einem in größere und kleinere Stücke zerschnittenen Stengel, die man nur vor dem zu raschen Austrocknen schützen muß, hat man den besten Gegenstand um die Entwicklung der Füllzellen zu studiren.

Betrachtet man einen Querschnitt des Gefäßbündels (Fig. 1), so sieht man die Begrenzung der Gefäße von nachbarlichen Zellen sehr klar und deutlich. Dieselben eben so dünnwandig wie die übrigen Elementartheile des Bündels sind außer dem hie und da verschiedenen Lumen von denselben nicht zu unterscheiden, obgleich zwischen denselben bedeutende Unterschiede stattfinden.

Nur an der inneren und äußeren Grenze des Bündels finden sich Zellen mit merklich verdickten Wänden.

Durch eine genauere Analyse findet man, daß der vordere oder Basttheil des Gefäßbündels von zahlreichen Siebröhren, gestreckten Parenchym- und dickwandigen Bast-Zellen, der hintere oder innere Theil von Holzparenchym und dickwandigen Prosenchym zusammen-

gesetzt ist. Unmittelbar um jedes Gefäß findet sich stets eine einfache oder doppelte Lage von gestreckten oder prismatischen Parenchymzellen.

Während in der ungestört vegetirenden Pflanze die Gefäße stets ohne allen Inhalt von flüssigen und festen Substanzen gefunden werden, ändert sich die Sache schon in kürzester Zeit, sobald der Stengel verletzt und die Schnittfläche der Luft oder dem Wasser ausgesetzt wird. Es erscheinen sofort an der Innenwand der Gefäße (in den engeren Röhren früher als in den weiteren) kleine bläschenartige Erhabenheiten, die sich allmählig zu größeren Blasen erweitern und endlich das ganze Lumen der Gefäße erfüllen. Wo mehrere solche Bläschen zugleich oder in kurzen Abständen entstehen, geschieht es bei ihrem Anwachsen, daß sie sich gegenseitig berühren, auf einander drücken, sich abplatteln und so eine geschlossene Füllmasse darstellen, welche auf kürzere oder längere Strecken den ganzen Raum des Gefäßes einnimmt. Ich unterlasse nicht, mehrere solcher Zustände in verschiedenen Stadien hier in getreuen Abbildungen vorzuführen, Fig. 2, 3, 4 zeigen solche erste Entwicklungszustände, wie man sie sehr häufig zu beobachten im Stande ist; Fig. 5 und 6 stellen bereits weiter fortgeschrittene Entwicklungsstadien vor, Fig. 7 ist ein mit zahlreichen Füllzellen bereits vollkommen geschlossenes Gefäß. Auf dem Längsschnitt durch die Gefäße, wobei die vordere Hälfte derselben entfernt den Einblick in das Innere erlaubt, würden sich dieselben drei auf einander folgenden Entwicklungszustände in folgender Weise ausnehmen. Fig. 8 stellt die Innenseite eines Spiralgefäßes vor, deren begrenzende nach unten liegende Zellen durch die zarte Gefäßhaut durchscheinen. Auf diese folgt nach einwärts die als Spiralband erscheinende Verdickungsschichte und auf dieser theilweise innersten Schichte nehmen sich die jungen Füllzellen in verschiedenen Größen als blasenförmige Auftreibungen aus. Ich lasse es hier unentschieden, ob die kleinsten dieser Bläschen gleichfalls zu den Füllzellen gehören oder von anderer Natur sind. In weiterem Fortschritte sieht man die Füllzellen auf der Innenseite der Gefäßwand in Fig. 9 und endlich in Fig. 10, welche die vordere Hälfte des Gefäßes darstellt, dieselben bereits zu einem anschließenden Gewebe vereinigt.

Wie nicht leicht anderswo erlaubt die krautartige Beschaffenheit der Pflanze etwas näher in die Natur dieser zellartigen Bildun-

gen einzugehen. Nur zu leicht ist man bei oberflächlicher Betrachtung dieser Gebilde geneigt, denselben die Natur der Zelle abzusprechen, um so mehr als man sie in der Regel bereits als abgestorbene Ausfüllungsmassen kennen lernt, denen jeder flüssige und feste Inhalt mangelt. In diesem Zustande sind es in der That nur häutige Blasen, welche hie und da die Form von regelmässigen Zellen annehmen, in ihrer übrigen Beschaffenheit aber nichts weniger als Zellen, am wenigsten den benachbarten Zellen gleichen. Diese Blasen als abgelöste Stücke der inneren Gefäßhaut zu betrachten, scheint nicht so sonderbar, als man auf den ersten Blick meinen möchte. Ganz anders verhält sich die Sache jedoch, wenn man die ersteren Entwicklungsphasen dieser vermeintlichen halb desorganisirten Blasen in Betrachtung zieht. Ich selbst habe diesen Punkt bei meinen vor vielen Jahren gemachten Untersuchungen viel weniger berücksichtigt als er es verdiente, und bin daher eben über die Natur der Füllzellen in Zweifel gekommen. Allerdings gelingt es nicht immer, die blasenförmigen Gebilde im Innern der Gefäße mit ihrem in Fortbildung begriffenen Inhalt zu sehen, doch ist mir dies bei größerer Aufmerksamkeit oft gelungen und ich gebe in den Figuren 8, 9 und 10 solche Füllzellen, die sich durch ein bläschenartiges Gebilde im Innern des flüssigen Inhaltes auszeichnen. Ich lasse es dahin gestellt, dieses centrale Gebilde als Vacuole oder als entstehenden Zellkern zu bezeichnen, vielleicht ist es keines von beiden und nur eine diesen Zellen eigene Bildung. Man erkennt diesen lichten kugelförmigen Kern leicht dadurch, daß der Inhalt der Füllzellen rings um ihn etwas körnig wird, während der übrige Theil des Inhaltes ungefärbt erscheint und ganz homogen bleibt. Die angewendeten Reagentien, um näheren Aufschluß darüber zu erhalten, ließen zu keinem bestimmten Schlusse gelangen.

Indessen ist es eben so zweifellos, daß in etwas vorgerückten Stadien eben diese Füllzellen sich durch das Vorhandensein eines kleinen Zellkernes mit dem charakteristischen Kernkörperchen auszeichnen. In Fig. 6, 7 und 13 sieht man dergleichen und ich habe ihn eben so häufig in den Füllzellen als in den die Gefäße unmittelbar umgebenden Zellen gefunden, denen er übrigens in Größe und Gestalt vollkommen gleicht, — gewiß eine Thatsache, welche über die wahre Zellnatur dieser blasenförmigen Organe nicht den mindesten Zweifel aufkommen läßt. Man wird mir nicht etwa einwenden, daß ich mich

hierin gefäuscht und Zellkerne in den Füllzellen gefunden habe, wo sie nicht vorhanden waren, und nur durch das Messer beim Schneiden hineingebracht wurden. Gegen dergleichen Anschuldigungen glaube ich wohl durch das geringe Maß von Leichtfertigkeit bei ähnlichen Untersuchungen geschützt zu sein. Auch sind Zellkerne ja schon von dem Ungenannten in vielen Fällen gefunden worden. Eben so muß ich bestätigen, daß Amylum sicher in vielen alternden Füllzellen angetroffen wird, wie z. B. in *Castanea*, *Quercus*, *Sambucus*, *Robinia* u. s. w., obgleich es mir nicht gelang, dasselbe bei *Canna* zu beobachten.

Die Füllzelle besitzt aber nicht blos durch ihren organischen Inhalt sondern auch durch ihre Begrenzung alle Eigenschaften einer Zelle. Man unterscheidet an derselben eine doppelte Schichte von verschiedenen Häuten; die innere Schichte ist dem Primordialschlauche anderer Zellen vollkommen gleich zu stellen, während die äußere Haut sich auf Reagentien von anderen cellulösen Häuten nicht wesentlich unterscheidet. Daß die Haut der Thyllen auf Einwirkung von Lösungsmitteln sich wie andere Zellhäute verhält, ist schon von Anderen beobachtet worden und ich habe stets dasselbe gefunden.

Alles dies zeigt, daß wir in der Thylle sämtliche Elemente wahrer Zellen oder eines Theils der Zelle vor uns haben, und daß daher, falls ihre Haut durch Spaltung der Gefäßmembran hervorginge, weder ihre Begrenzung noch ihr Inhalt hinlänglich erklärt werden kann.

Aber abgesehen davon, daß bisher Spaltungen der Zellhaut nicht beobachtet wurden, am allerwenigsten aber zu dem Zwecke, um daraus neue Zellen zu bilden, so kann dieser Erklärung hier um so weniger eine Berechtigung zugestanden werden, als eben bei dieser Pflanze (*Canna* und so bei andern Seitamineen, Musaceen und Halorageen) es sehr schwer halten würde, durch Spaltung der Gefäßmembran die nöthige Hülle für die Thyllen zu beschaffen.

Doch gehen wir in unserer Untersuchung weiter, indem wir den Ursprung der Füllzellen etwas genauer in das Auge fassen. Alle Beobachter stimmen darin überein, daß dieselben auf der Gefäßhaut aufsitzen und mit ihr in größerer oder geringerer Ausdehnung verwachsen sind. Um jedoch über ihren Ursprung ins Klare zu kommen, ist es schlechterdings nöthig, die ersten Jugendzustände genau zu untersuchen. Die in den Figuren 2, 3 und 4 dargestellten Jugend-



zustände sind indeß noch weit entfernt die ersten Spuren der Thyllen anzudeuten; es ist nöthig hier noch tiefer stehende Stufen ausfindig zu machen. Unter diesen Umständen wird man finden, daß die junge ins Lumen der Gefäße hineinragende Blase keineswegs eine linsenförmige Gestalt hat, und mit breiter Basis auf der Gefäßhaut aufsitzt, sondern daß sie ohne Ausnahme bei ihrem ersten Erscheinen nie mehr als die Breite einer einzelnen an die Gefäßwand grenzenden Zelle besitzt. Wer solche Jugendzustände auf glücklich geführten Querschnitten in hinlänglicher Anzahl zu beobachten im Stande war, wird ferner finden, daß sich die blasenförmige Auftreibung nie bis zur Begrenzung zweier oder mehrerer benachbarten Zellen, sondern stets innerhalb der Grenze einer einzigen Zelle sich erhebt. In Präparaten, wo dies anders erscheint, wie z. B. in Fig. 2, 3 und zum Theile in Fig. 4 hat man entweder den primordiales Zustand nicht vor sich oder man bemerkt bloß ein Segment der Blase und die Täuschung hat im letzteren Falle ihren Grund in der zu schwachen Vergrößerung des Gegenstandes, die nicht mehr das oben und unten, d. i. die verschiedenen Horizonte zu unterscheiden erlaubt. Ich muß hier offen gestehen, daß ich, so lange ich mich der Vergrößerungen von 300—400 Lin. bediente, über den eigentlichen Fragepunkt des ursprünglichen Zusammenhanges der Thyllen mit der Gefäßhaut und den Nachbarzellen selbst bei exacten Schnitten nicht ins Reine und erst dann zu einem befriedigenden Aufschlusse gekommen bin, als ich wenigstens 500—1000-fache Vergrößerungen anwendete. Unter diesen Vergrößerungen, wo nicht nur die einzelnen Theile des Gegenstandes größer und deutlicher, sondern auch ihre Begrenzungen schärfer hervortreten, wo man durch höhere oder niedere Einstellung des Objectivs genau die verschiedenen Horizonte der betrachteten Gegenstände zu schätzen im Stande ist, erlangt man jene Sicherheit, die jeden Zweifel verscheucht.

So hat sich denn über den Ursprung der Thyllen folgendes mit aller Bestimmtheit ergeben. Die Thyllen nehmen in *Canna* niemals von der secundären bandförmigen Verdickungsschichte ihren Ursprung. Wo dies den Anschein hat, wie z. B. in Fig. 8, sind es nicht Thyllen, sondern andere zufällig in die Gefäße gerathene kleine rundliche Körperchen. In allen Fällen daher, wo die Windungen des Spiralbandes der Gefäße etwas weiter von einander abstehen (und dieses ist oft sehr beträchtlich) hat man es sehr bequem, die ent-

stehenden Thyllen fern von denselben, das ist in den Zwischenräumen zweier Windungen hervorsprossen zu sehen. Es nimmt daher die secundäre Membran oder die Verdickungsschichte der Gefäße an der Bildung der Thyllen durchaus keinen Antheil. Berücksichtigt man ferner, daß die Thyllen nur innerhalb der Grenze einer einzigen an die primäre Gefäßmembran anstossenden Außenzelle ihren Ursprung nimmt, so ist es nicht zweifelhaft, daß sowohl die primäre Gefäßhaut als die an dieselbe anstossende Parenchymzelle an der Entstehung und Bildung der Thylle theilhaftig sind, und es löst sich der Fragepunkt von selbst, wenn man dieselben als eine Aussackung eben dieser Zellen nach dem Innern des Gefäßes betrachtet, wobei letzteres sich mehr passiv als activ verhält, indem es nur die äußere Umkleidung dieses Prolapsus bildet.

Daß nicht die Gefäßwand, sondern die ihr außen anliegende Zelle der eigentliche Herd dieser Neubildung ist, geht noch unwiderleglich aus dem Umstande hervor, daß sich der oft durch dunkle, bräunliche Farbe und körnige Beschaffenheit ausgezeichnete Inhalt der Zelle in gleicher Beschaffenheit in die entstehende Zelle fortsetzt, wie dies Fig. 14 deutlich darthut. In anderen Fällen läßt sich eine auffallende Vergrößerung derjenigen Zellen wahrnehmen, die sich entweder schon zur Thylle ausgebildet haben oder die dazu eine Neigung verrathen, so daß also schon in den Lebenszuständen dieser Zellen in ihrem Wachstums- und Gestaltungstrieb die Aussackung nach einwärts, wo offenbar der geringste Widerstand zu überwinden ist, ihren Grund hat. Fig. 16 mag diese Zustände durch eine Zeichnung verdeutlichen. Andererseits gibt Fig. 15 ein klares Bild einer zwischen den Spiralfaserwindungen hervorgesprossenen Zelle und es dürfte hierbei nur die Frage entstehen, ob sich die prolabirende Zelle nicht vielleicht in manchen Fällen, nachdem die Verlängerung nach einwärts erfolgt ist, theilt und auf diese Weise die Thylle nur die Tochterzelle jener Mutterzelle ist, von wo aus der Anstoss der Neubildung erfolgt. Doch ich verlasse diese Subtilität und kehre auf den sicheren Boden der Beobachtung zurück, um noch einige Eigenthümlichkeiten bei der Ausbildung der Thyllen zu verfolgen.

Kaum hat sich die Aussackung über die Fläche der Gefäßwand erhoben, als sie sich schon auf dieser auszubreiten beginnt, und nicht selten eine mehr breite als lange Gestalt annimmt, so daß der



ursprünglich winzige Anheftungspunkt sich immer mehr und mehr ausbreitet. Dieses Erheben der rundlichen Blase aus einem verbreiterten Grunde hat aber noch eine andere Ursache. Wie in den Figuren 2 und 9 und in vielen anderen beobachteten Fällen erhebt sich hier die Thylle von einer homogenen Schleimhülle umgeben, die offenbar an der Innenwand der Gefäße sich befindet. Ob diese Schleimmasse ein Ausscheidungsproduct der Gefäßmembran, oder was wohl auch möglich wäre, zufällig durch den Schnitt in den Gefäßraum aus den benachbarten Gummigängen eingeführt wurde, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Da mir jedoch diese Masse in den Gefäßen nur selten vorkam, während sie doch leicht durch jeden Schnitt aus den eben so getroffenen Gummigängen dahin gebracht werden mußte, ferner da Ecretionsmassen in den alternden eben so wie in den verletzten Gefäßen immer vorhanden sind, so spricht es mehr dafür, daß diese einhüllende Substanz ein Product der Gefäßwand sei. Würden wir denselben noch die Eigenschaft beimessen, was natürlich nur vor der Hand eine Hypothese ist, die emporgewachsenen Thyllen, sowohl mit der Gefäßhaut als unter einander fest zu verbinden, so wäre auch der Fragepunkt berücksichtigt, wie es nämlich komme, daß so dünnwandige zarte Zellen wie es die Thyllen nicht nur in der besagten Pflanze, sondern in allen Gewächsen, wo überhaupt Thyllen vorkommen, einen so festen Verschuß der früher für Luft und Flüssigkeiten jeder Art durchgängigen Gefäßröhren zu Stande bringen können. Nimmt man nun an, daß diese Thyllen unter einander und an die Gefäßwände durch eine zähe Substanz verklebt werden, so würde das auffallende Phänomen jedenfalls am leichtesten erklärt sein.

Es fragt sich schließlich nur noch, was mit den erwachsenen und vollkommen ausgebildeten Füllzellen weiter vor sich geht. Aus dem bisher Vorgetragenen ist ersichtlich, daß wir nur die Cellulose-Haut der entstehenden Thylle aus einer doppelten Membran zusammengesetzt und innig mit einander durch eine dünne Schichte von Inter-cellularsubstanz verbunden zu denken haben. Diese Umkleidungshaut ist bei den Füllzellen der *Canna* und so auch in allen anderen Fällen immerhin sehr zart, und nur bei sehr starker Vergrößerung mit einer doppelten Contour zu bemerken. Nur in einem einzigen Falle ist es mir gelungen an dem vorderen Ende der Thylle eine halbmondförmige Verdickung der Membran zu sehen, Fig. 17, und da

ich dabei nur eine schwächere Vergrößerung anwendete, so bin ich nicht ganz gewiß, ob diese Verdickung in der That der Membran angehört oder nicht vielmehr einem Theile des Inhaltes, dessen consistenteren Beschaffenheit sich nach dem Punktum vegetationis drängte. Übrigens erfährt die Zellhaut der Thyllen auch im größeren Alter und vollständigster Ausbildung keine namhafte Verdickung, bleibt daher immerhin ein zartes Häutchen, das aber durch Aufnahme von Korksubstanz an Zähigkeit und Festigkeit so wie an intensiver Färbung gewinnt, ja in einigen Fällen (*Quercus, Robinia*) sich sogar so weit verdickt, daß man an ihr Tüpfeln zu bemerken im Stande ist. Der flüssige Inhalt scheint sich gleichfalls nur so lange zu erhalten, bis die gegenseitige Berührung der angrenzenden Thyllen erfolgt ist, ja noch in diesem Zustande findet sich in einzelnen Thyllen der ihnen eigene Zellkern (Fig. 7). Mit dem Verluste des flüssigen und bildungsfähigen Inhaltes verschwindet auch der Zellkern, und die Thyllen dienen der Pflanze ferner nur mehr die Wegsamkeit jener Canale, welche man Gefäße nennt, zu verstopfen, und so den directen Einfluß der atmosphärischen Luft auf das an die Gefäße grenzende Gewebe zu verhindern.

Es sei hier schließlich nur noch bemerkt, daß die Entwicklung der Thyllen an einer und derselben Stelle des Gefäßes nicht gleichzeitig vor sich geht, sondern daß man häufig neben großen auch kleinere, neben vollkommen ausgebildeten erst entstehende Füllzellen bemerkt, was darauf hinweist, daß der ganze Proceß des Verstopfens der Gefäße nur allmählig vor sich geht, und keineswegs mit einem Schlage vollendet wird. —

Nach diesen Mittheilungen, welche krautartige Pflanzen betreffen, wende ich mich nun zu dem Ergebnisse der Untersuchungen, das mir holzartige Pflanzen in derselben Rücksicht darboten. Ich ziehe hier zuerst die schon mehrmals untersuchte Rebe in Betrachtung. Obwohl ich über die Entstehung der Thyllen im Holze dieser Pflanzen schon vor Langen meine Erfahrungen mittheilte, und diese im Wesentlichen keineswegs zurück zu nehmen Veranlassung finde, so habe ich doch manches daran zu ergänzen, was ich früher übersah oder unrichtig auffaßte.

Der ganze Proceß des Vollstopfens der Holzgefäße von *Vitis vinifera* geht hier im Ganzen auf dieselbe Weise wie bei *Canna* vor sich. Es entstehen zuerst an der Oberfläche der Gefäßhaut kleine

Bläschen, die sich allmählig vergrößern, gegenseitig berühren und in einander schieben, so daß nach vollendeter Ausbildung ein dichtes von Zwischenräumen freies Gewebe entsteht. Auch im ausgewachsenen Zustande bleiben diese zellenartigen Ausfüllungen dünnhäutig und verrathen dadurch eine ganz andere Entstehungsweise als das umgrenzende Gewebe. Zellkerne habe ich in ihnen selbst während ihres jugendlichen Zustandes nicht gefunden, eben so wenig andere organische Bildungen so lange sie von dem klaren nicht körnigen Zellsafte erfüllt waren. Wie bei *Canna* verschwindet derselbe nach vollendeter Ausbildung der Zelle und es ist daher das die Gefäße verstopfende Gewebe immer mit Luft erfüllt.

Auch hier geben nur glücklich geführte, das ist die Anheftungsstelle berührende Schnitte von erst entstandenen Thyllen allein genügenden Aufschluß über ihre Entstehungsweise. Aber auch da vermag man selbst bei reinem Schnitte über das gegenseitige Verhalten der einzelnen Theile nicht ins Reine zu kommen, wenn man nicht namhafte Vergrößerungen in Anwendung bringt. Mit Hilfe derselben gelingt es aber ganz zweifellos den Zusammenhang der Füllzellen mit den an die Gefäßwände anstossenden Zellen zu sehen. Fig. 18 und 19 geben solche mit dem Sömering'schen Spiegel ausgeführte Darstellungen eines Stückes der Gefäßwand mit den anstossenden Zellen. Es ist daraus ersichtlich, daß die Höhlung der Zelle und die Höhlung der Thylle ein Continuum bilden und beide nur durch eine schmale röhrenförmige Verengung mit einander in Verbindung stehen. Diese röhrenförmige Vereinigung schließt sich aber der Art an den Tüpfelcanal, der beide Elementarorgane verbindet, an, daß man nicht mehr zu unterscheiden vermag, wo die Grenze des Canales und die Begrenzung der denselben auskleidenden Haut ist. Wie bekannt und auch hier deutlich zu erkennen ist, bildet der Tüpfelcanal kein Continuum, sondern wird in seiner Mitte durch die beiden Elementarorganen angehörigen primären Zellhäute begrenzt. In jenen Zellen, welche sich in die sackförmige Erweiterung fortsetzen, fehlt diese Grenze und es ist daher klar, daß die Thylle selbst nichts anderes als die weiter entwickelte in das Lumen der Gefäße vorgeschobene Grenze beider Elementarorgane, mit anderen Worten — daß die Füllzelle nichts anderes als der durch den Tüpfelcanal in das Gefäß prolabirte Theil der Aussackung der dasselbe begrenzenden Nachbar-

zelle ist, — natürlich (wie es nicht anders sein kann) von der in gleichem Masse erweiterten primären Gefäßhaut umkleidet.

Man sieht hieraus, daß sich bei *Vitis* die Sache im Wesentlichen ganz so wie bei *Canna* verhält, mit dem alleinigen Unterschiede, daß es hier durch die Verdickung, welche die beiden anstossenden Häute in größerer Ausdehnung erfahren haben, die Stelle des kleinen Tüpfelganges ist durch den der Prolapsus erfolgt, während bei *Canna* der Raum zwischen den Spiralwindungen des Gefäßes kein so beschränkter ist.

Hiermit entfällt hier gleichfalls jede andere Erklärung als die bereits bei *Canna* näher begründete, und ich werde mir erlauben auf die allenfalls im entgegengesetzten Sinne zu machenden Einwendungen später einzugehen und dieselben zu berichtigen suchen.

Es sollte nun wohl zu vermuthen sein, daß die Bildung von Füllzellen auch bei den übrigen Holzpflanzen, die von der Structur von *Vitis* keineswegs wesentlich abweichen, in eben derselben Weise, wie bei dieser vor sich gehe. Allein gerade bei einer anderen Holzart, der Platane, hat Herr J. Böhm seine Hauptargumente einer von der bisher üblichen Anschauung abweichenden Erklärung genommen, und es muß mir daher ganz besonders daran liegen, die gemachten Angaben einer näheren Prüfung zu unterziehen. Wenn ich meine Untersuchungen über die Bildung der Füllzellen bei dieser Baumart zu einer ungünstigen Jahreszeit (im Herbste) gemacht habe, so reichen sie doch hin, um sie mit meinen übrigen Beobachtungen zusammenzustellen und das Gemeinsame in der Bildungsgeschichte zu erkennen. Auch bei der Platane entstehen die Thyllen als kleine Bläschen an der Innenwand der getüpfelten Gefäße, allein was auffällt ist, daß dieselben hier ziemlich in regelmäßigen Abständen von einander auftreten und daher bei ihrem vollendeten Wachstume mehr mit der Gefäßwand als unter einander in Berührung kommen, was der Füllung ein eigenthümliches Aussehen gibt, als ob die Gefäße durch Querwände in einzelne größere und kleinere Kammern getheilt wären. Indeß ist auch jener Zustand nicht selten, wo das Gefäß, so wie in anderen Pflanzen mit einem dichten Gewebe verschieden gestalteter Zellen erfüllt ist. Auch hier können uns nur Jugendzustände über die Entstehungsweise Aufschluß geben.

Wenn Herr J. Böhm aus der Abbildung, die er l. e. auf Taf. I, Fig. 4 gibt, folgert, daß die Thyllen mit den das Gefäß umgebenden

Zellen nicht in unmittelbarer Berührung stehe, ja nach der Lage, die sie einnehmen, diese Berührung ganz unmöglich ist, so kann ich darauf nur erwidern, daß auch ich dergleichen Zustände bei der Platane fand, ohne daß ich mich mit Rücksicht aus dem bereits oben Auseinandergesetzten berechtigt glaube, denselben Schluß zu thun. Ein besonderes Gewicht legt Herr J. Böhm darauf, daß es ihm unter Tausenden von Schnitten einmal gelungen sei, die Thyllen an der Scheidewand zweier an einander stossender Gefäße zu beobachten, wodurch die Unmöglichkeit der Entstehung der Thyllen aus Zellen von selbst einleuchtend sei. Abgesehen davon, daß dieser geschickte Anatom auf eine so vereinzelt Beobachtung jedenfalls hätte mißtrauisch sein und sich aus dieser immerhin seltenen Erscheinung nicht hätte sollen zu jener Folgerung hinreißen lassen, ergibt sich bei genauerer Untersuchung, daß da wo Scheidewände sich unmittelbar berühren, und nicht von Zellen aus einander gehalten werden, es doch immerhin möglich ist, den Thyllen den Austritt zu verschaffen. Wie aus Fig. 20 ersichtlich, greifen die Zellen oft ziemlich weit zwischen die anliegenden Gefäßwände hinein. Ein Durchbrechen einer solchen sich verschmälernden Zelle durch den nächsten, ja selbst durch einen entfernten Tüpfel zur Thylle ist immer zu den Möglichkeiten zu zählen. Bevor Herr J. Böhm zu einer andern Hypothese seine Zuflucht nahm, wäre es ihm jedenfalls zugestanden, die Unmöglichkeit der Entwicklung einer solchen eingeklemmten Zelle zur Thylle zu zeigen.

Man sieht hieraus nur, daß die zwischen zwei anstossenden Gefäßwänden eingeklemmten Zellen in der Regel nie zur Entwicklung von Füllzellen gelangen.

Durch die Entdeckung dieses einzelnen nach seiner Meinung entscheidenden Falles mußte Herr J. Böhm nun auf Auffindung von Thatsachen sein Augenmerk richten, um die Entstehung der Thyllen aus der Spaltung der Gefäßmembran, der jetzt der einzige Ausweg war, zu erklären.

Was man sucht das findet man. Diesen Satz habe ich während meines langen literarischen Lebens nur zu oft — ja ich gestehe es, nicht selten zu meinem eigenen Schaden bewährt gefunden. Es konnte auch Herrn J. Böhm nicht schwer werden, solche Anfangszustände bei Entstehung der Thyllen ausfindig zu machen, die wie eine Spaltung der Gefäßmembran aussehen, und wirklich bildet

er dergleichen in Fig. 4 und 9 ab. Aus der Unbestimmtheit der Angabe, welche von den Gefäßmembranen, aus denen die Gefäßhaut zusammengesetzt ist, sich bei diesem Vorgange — der übrigens einzig in der Anatomie der Gewächse dasteht — betheiligen soll, geht von selbst die Zweifelhaftigkeit der Vorstellung hervor und es wäre mir ein leichtes, solche und ähnliche Darstellungen in Menge dem Leser vorzuführen, aus denen aber eben so wenig wie dort mit Sicherheit ein Schluß zu ziehen ist.

Wer dergleichen für die Anatomie delicate Gegenstände behandelt, muß darauf gefaßt sein, mancherlei Irrungen für sichere Thatsachen zu halten. Scharfe Schnitte und hinlänglich starke, klare Vergrößerungen bei Anwendung von passenden Reagentien können allein vor groben Irrthümern bewahren. Und so kann ich denn auch in dieser Sache den vorgeführten Beweismitteln meinen Beifall nicht schenken, ohne jedoch im Stande zu sein, die Fehlerquelle aufzudecken und zu bestimmen, ob daran mehr die nicht exacte Schärfe des Messers, die zu geringe Vergrößerung oder irgend ein anderer Umstand die Schuld trägt. —

Es dürfte nach den vorausgeschickten Specialitäten nun nicht unpassend sein, einiges Allgemeine über die Thyllenbildung daran zu knüpfen.

In allen Fällen, so scheint es, sind es nur Parenchymzellen, die die Gefäße zunächst umgeben, welche sich zu Füllzellen auszu dehnen vermögen. Ich habe mich bemüht zu erfahren, ob auch die Prosenchymzellen diese Fähigkeit besitzen, glaube aber die Überzeugung erlangt zu haben, daß dies nicht der Fall sei, daß dieselben somit ganz unbetheiligt bei dem Processe der Verstopfung der Gefäße bleiben. Indeß scheint weder das Alter noch die Beschaffenheit der Zellwand irgend einen Einfluß auf die Erlangung dieser Fähigkeiten zu haben, da wir sowohl dünn- als dickwandige Zellen zu Thyllen auswachsend gefunden haben. Es wäre mir allerdings ein Experimentum crucis gewesen, solche zu Thyllen metamorphosirte Zellen in Integrum nachzuweisen, allein alle die angewandten Lösungsmittel, mit Hilfe deren man gewöhnlich eine Trennung der Gewebsmasse und Isolirung der einzelnen Elementarorgane bewerkstelliget, die Chromsäure mit eingeschlossen, haben mich in dieser Beziehung nicht zum Ziele geführt. Indem sie allerdings eine Isolirung einzelner Gewebstheile bewirkten, wurde stets zugleich durch



das Lösungsmittel in den bisher untersuchten Pflanzen die zarte Füllmasse der Gefäße zerstört und aufgelöset und es war nie eine Spur von Parenchymzellen zu erkennen, die mit einem Auswuchse versehen waren.

Ich habe in früheren Jahren die Bildung der Thyllen mit der Zellbildung durch Abschnürung zusammengestellt, und in der Bildung und Vermehrung der Hefepflänzchen ein Analogon zu finden gesucht, in der Voraussetzung nämlich, daß nach Vollendung der Entwicklung des Fortsatzes eine vollständige Abschnürung und Individualisirung erfolge. Ich muß indeß diese letztere Meinung nun als etwas Unerwiesenes ansehen, ja ich bin gegenwärtig vielmehr der Ansicht, daß eine solche Individualisirung nicht stattfindet und der unmittelbare, wenngleich sehr beschränkte Zusammenhang der Aussackung mit der Mutterzelle fort und fort stattfindet. Einige, wenngleich abgerissene Beobachtungen scheinen dies zu bestätigen, und zwar die in manchen Fällen ununterbrochen fortschreitende Entwicklung der Thylle, deren Zellhaut sogar an Dicke zunimmt und mit Tüpfeln versehen wird, so wie die Erfüllung mancher Thyllen mit Amylum, wie das namentlich in den Füllzellen von *Castanea*, *Quercus*, *Robinia* u. s. w. der Fall ist. Ich will hier nur bemerken, daß von einem zufälligen Einführen des Amylum in die Thyllen durch das anatomische Messer nicht die Rede sein kann, da das Amylum derselben sich durch Form und Größe von dem Amylum der Nachbarzellen unterscheidet und gewöhnlich in Klumpen zusammengeballt erscheint. Es ist mir viel wahrscheinlicher, daß diese Vorgänge in Folge der unmittelbaren Gemeinschaft der Füllzellen mit ihren Mutterzellen erfolgt, als wenn bereits eine Trennung beider erfolgt wäre.

Die Füllung der alternden und verletzten Gefäße vegetirender Pflanzen durch Zellen ist jedenfalls ein so merkwürdiges Phänomen, daß es sich wohl verlohnt, den veranlassenden Ursachen desselben nachzuspüren. Bisher ist hierfür noch wenig geschehen, wir sehen nur aus den sehr schätzenswerthen Beobachtungen des Herrn J. Böhm, daß die Entstehung der Thyllen gewöhnlich sehr rasch auf die Durchschneidung der Spiroiden erfolgt. Obgleich sich dieser Vorgang bei vielen Holzpflanzen und selbst bei krautartigen Gewächsen zeigt, so können wir doch durchaus keinen Grund angeben, warum bekannter Massen nur gewissen Pflanzen diese Eigenthümlichkeit zukommt, anderen nicht.

Sicherlich haben wir die Ursache davon eher im verschiedenen Baue und Beschaffenheit der Elementarorgane als in den äußeren Agentien zu suchen. Bei baumartigen Gewächsen erfolgt der Anfang der Thyllenbildung gegen den Herbst in den im ersten Frühlinge desselben Jahres angelegten Gefäßen und schreitet in den folgenden Jahren fort. Diese Veränderung der Spiralgefäße findet ohne die geringste Verletzung des Stammes oder des Zweiges statt und ist daher keineswegs vom unmittelbaren Einflusse der atmosphärischen Luft abhängig. Jedoch wäre es wohl möglich, daß der Luftgehalt der Gefäße zu dieser Zeit Veränderungen erleidet, gegen die die anstossenden Zellen zu reagiren suchen.

In dieser Beziehung dürfte es allerdings die Einwirkung der Luft sein, die bei den für Thyllenbildung disponirten Pflanzen das Verstopfen der Gefäße bedingt, da, wie Herr J. Böhm nachgewiesen, der Verschuß derselben durch diese Zellenerfüllung eine vollständige ist.

Wir sehen hier also die Luft, und wahrscheinlich vorzüglich den Sauerstoff derselben als Erringer einer Zellwucherung, als welche die Aussackung bereits gebildeter Zellen jedenfalls angesehen werden muß.

Nur ein einziger Vorgang in der Bildung der Pflanzen läßt sich mit demselben vergleichen, — es ist die Periderma-Bildung. So wie bei dem fortwährenden Dickerwerden des wachsenden Stammes eine Verletzung der äußeren Umgrenzung der organischen Bestandtheile nothwendig erfolgen muß, und so wie dadurch der Einfluß der atmosphärischen Luft auf die tiefer liegenden Gewebe eine unerläßliche Folge ist, tritt in eben diesen Grenzschichten eine nachträgliche Zellbildung auf, welche die gemachten Wunden nach und nach verschließt. Eine solche Verschließung der Wunden ist es denn auch, welche durch die Thyllen bewerkstelliget wird. Thyllen und Periderma verhalten sich in den Mitteln gleich und es ist daher sehr wahrscheinlich, daß auch ihre Wirkungen auf die Erhaltung der Pflanzen gleich sein werden.

Hier harren wir wieder vor der noch verschlossenen Pforte, die uns manche Geheimnisse des Pflanzenlebens bewahrt. Ein Versuch, um unter dem Auge das Fortwachsen junger Thyllen zu beobachten, führte nur zu einem negativen Resultate, indem es von einem zweifelhaften Erfolge beglückt war. Wie weit die Desorganisation

der Pflanzentheile, die Ausfüllung der Zellen und Gefäße mit Humus-  
substanzen, die chemische Veränderung der Zellmembran u. s. w.  
durch die Verstopfung der Gefäße zurückgehalten wird, bleibt so wie  
vieles andere der Zukunft zu beantworten überlassen.

## Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen zeigen die dargestellten Gegenstände mit Aus-  
nahme einiger wenigen Figuren in 240maliger Vergrößerung. Nur Fig. 15  
und 16 haben eine 600malige und Fig. 18, 19 und 20 eine 1000malige  
Vergrößerung.

### Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt eines mehr nach Innen gelegenen Gefäßbündels aus dem  
Stamme von *Canna indica*. Man sieht hier nur zwei einfache Spiralgefäße, ein  
großes und ein kleines. An derselben schließen sich nach Innen (hier unten)  
die ziemlich dünnwandigen in einen Bündel vereinigten Holzzellen, von denen  
nur die äußersten dickere Wände und eine größere Streckung erlangen. Nach  
außen (oben) stossen an die Gefäße zuerst die dünnwandigen Parenchymzellen  
mit Siebröhren vermisch, welche gleichfalls an der äußersten Peripherie von  
dickwandigen Bastzellen begrenzt werden. Weite dünnwandige Parenchym-  
zellen umgeben den Gefäßbündel von den Seiten.

Fig. 2. Ein einfaches Spiralgefäß derselben Pflanze und desselben Theiles,  
von parenchymatischen Zellen und einem kleinen Gefäße umgeben. Man be-  
merkt in seinem Innenraume zwei kugelfunde junge Füllzellen (Thyllen) fest  
an der Gefäßwand aufsitzend, von denen die eine mit einer Schleimbülle um-  
geben ist. Die Deutung einer dritten Flächenhervorragung ist schwer, und kann  
wohl das Ergebnis der durch das Schneideinstrument verursachten Verletzung  
und Zerrung sein. Beide Füllzellen sind mit körnigem Schleim erfüllt.

Fig. 3. Querschnitt eines eben solchen Gefäßes mit zwei jungen Thyllen,  
die beide von einer dunkeln körnigen Masse erfüllt sind, welche Masse eben  
so auch in den außerhalb des Gefäßes liegenden nachbarlichen Zellen ent-  
halten ist.

Fig. 4. Ein ähnliches Gefäß mit drei ganz jungen und mit einer schon  
ziemlich ausgebildeten Füllzelle. Erstere entsprechen ihrer Lage nach genau  
den ihnen im Rücken liegenden Parenchymzellen.

Fig. 5. Ein ähnliches Gefäß im Querschnitte mit mehreren jungen Füllzellen, die über einander liegen ohne sich gegenseitig zu beirren. Ihr Inhalt ist ein körniger Saft.

Fig. 6. Ein weiterer Fortschritt der Entwicklung der Füllzellen in einem eben solchen Gefäße. Die Thyllen berühren sich gegenseitig und platten sich ab; in einer derselben ein kleiner Zellkern.

Fig. 7. Vollkommene Ausfüllung des Gefäßraumes mit Zellen, die von jüngerer und älterer Entstehung sich gegen einander geschoben haben und sich mit nahezu ebenen Wänden begrenzen. Die Wände sind dicker als in den früheren Zuständen. In einer dieser Zellen gewahrt man noch einen Zellkern, der übrige Inhalt ist eine klare, farblose, homogene Flüssigkeit.

Fig. 8. Gefäß mit einer jungen Thylle, in welcher sich eine Vacuole? bildete. Dasselbe in

Fig. 9, wo jedoch die Thylle von einer Schleimhülle umgeben ist.

Fig. 10. Gefäß wie in Fig. 8 mit zwei sehr jungen und einer älteren Thylle, die gleichfalls eine Vacuole? enthält.

## Tafel II.

Fig. 11. Längsschnitt durch ein einfaches Spiralgefäß aus dem Stamme von *Canna indica*. Die vordere Hälfte ist entfernt, daher man das Innere des Gefäßes und die darunter befindliche Lage langgestreckter, dünnwandiger Parenchymzellen überblickt.

Über der in Form von Spiralbändern verdickten Innenwand liegen drei größere kugelförmige Füllzellen und vier kleinere zellige Körper, die selbst nach mehreren Tagen keine merkliche Veränderung durch Wachstum zeigten, ungeachtet das Präparat unter passende Verhältnisse gebracht wurde.

Fig. 12. Innenseite eines Spiralgefäßes von *Canna*, von dem die Vorderseite durch den Schnitt weggenommen und auch die Spiralbänder entfernt wurden. Man sieht die jungen Thyllen in einer Kette aneinandergereiht und im Zusammenhange mit der primären Gefäßhaut und eben so mit dem daran grenzenden Parenchyme.

Fig. 13. Ein eben solches Gefäß aus *Canna* von vorne gesehen mit theilweiser Entfernung des Spiralbandes. Die Ausfüllung durch Thyllen ist bereits nahezu vollendet, viele derselben enthalten noch Flüssigkeit und Zellkerne.

Fig. 14. Kleines Stück einer Gefäßwand mit den angrenzenden Zellen. Eine der letzteren hat sich zwischen den Windungen der Spiralgefäße in den Gefäßraum hineingedrängt und ist mit einer grumösen Masse erfüllt.

Fig. 15. Ein ähnlicher Querschnitt. Auch hier ist die außerhalb des Gefäßes liegende Zelle zwischen den Spiralwindungen hindurchgegangen und hat auf solche Weise die äußere dünne primäre Gefäßwand vor sich hingeschoben. Beide Figuren in 600maliger Vergrößerung.

